Vol.38, No.3 Feb., 2018

DOI: 10.5846/stxb201611222384

苏培玺,周紫鹃,侍瑞,解婷婷.高寒草毡层基本属性与固碳能力沿水分和海拔梯度的变化.生态学报,2018,38(3):1040-1052.

Su P X, Zhou Z J, Shi R, Xie T T. Variation in basic properties and carbon sequestration capacity of an alpine sod layer along moisture and elevation gradients. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(3):1040-1052.

高寒草毡层基本属性与固碳能力沿水分和海拔梯度的 变化

苏培玺1,2,*,周紫鹃1,2,侍 瑞1,2,解婷婷1

- 1 中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000
- 2 中国科学院寒旱区陆面过程与气候变化重点实验室,兰州 730000

摘要:高寒草毡层是高原寒区自然植被下形成的松软而坚韧且耐搬运的表土层,认识其生态功能是促进草牧业生产休养保护和工程施工主动利用的前提。通过对青藏高原东部若尔盖高原植被的广泛调查,在布设沼泽、退化沼泽、沼泽化草甸、湿草甸、干草甸和退化草甸水分梯度群落样地,以及亚高山草甸、亚高山灌丛草甸、高山灌丛草甸和高山草甸海拔梯度群落样地的基础上,通过对不同类型群落样地草毡层容重、土壤颗粒组成和土壤有机碳(SOC)含量的测定分析,比较了水分和海拔梯度下草毡层固碳能力。结果表明,草毡层厚度平均为30cm,沼泽湿地草毡层容重最小,SOC含量在300g/kg以上;退化草甸容重最高,SOC含量显著下降。不同群落草毡层 SOC密度在10—24kg C/m²之间,随着土壤水分有效性的降低而降低;高山灌丛草甸草毡层 SOC密度比草甸高15%。研究得出,保持草毡层稳定的质量含水量阈值为30%,SOC含量阈值为30g/kg;高寒植被草毡层在沼泽到草甸的退化演替中,容重、紧实度变大,有机碳含量减少,碳密度和碳储量下降;灌丛草甸的固碳能力大于草甸,但灌丛草甸的生产功能降低;保持可持续发展的草地生产能力,维护固碳生态功能,需要防止草毡层退化,抑制草甸向灌丛草甸演替。

关键词:高原寒区;高寒草甸;表土层;土壤有机碳;碳密度;碳储量;高寒植被;若尔盖高原

Variation in basic properties and carbon sequestration capacity of an alpine sod layer along moisture and elevation gradients

SU Peixi^{1, 2, *}, ZHOU Zijuan^{1, 2}, SHI Rui^{1, 2}, XIE Tingting¹

- 1 Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China
- 2 Key Laboratory of Land Surface Process and Climate Change in Cold and Arid Regions, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Abstract: The alpine sod layer is spongy, tough, and resistant to the shifting surface soil layer formed under natural vegetation in the alpine cold region. Understanding the ecological functions of this layer is necessary to promote sustainable methods of grass production and animal husbandry that can restore and protect existing grasslands, and to suggest new projects to implement these goals. After conducting extensive preliminary investigations regarding the alpine vegetation on the Zoige Plateau on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China, we established community sample plots along the existing soil moisture gradient: swamp, degraded swamp, swampy meadow, wet meadow, dry meadow, and degraded meadow. We also established community sample plots along the existing elevation gradient: subalpine meadow, subalpine shrub meadow, alpine shrub meadow, and alpine meadow. We determined sod layer thickness, bulk density, soil particle composition, and soil organic carbon (SOC) content in the community plots to compare carbon sequestration capacity along the moisture and elevation gradients. The results indicated that the average thickness of the sod layer was 30cm. The bulk density of swamp

基金项目:国家重大科学研究计划课题(2013CB956604)

收稿日期:2016-11-12; 网络出版日期:2017-10-18

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: supx@lzb.ac.cn

soil was the lowest among the communities studied, and the SOC content of swamp soil was greater than 300g/kg. The bulk density of degraded meadow soil was the highest among the communities studied, and the SOC content of degraded meadow soil was significantly lower than that of the other communities. The SOC density of the different communities ranged from 10 to 24kg C/m², and decreased with decreasing soil water availability. Degraded meadow soil had significantly lower SOC storage in the sod layer. The SOC density of alpine shrub meadow soil was 15% higher than that of alpine meadow soil. The minimum mass water content needed to maintain a stable sod layer was 30%, and the minimum SOC was 30g/kg. In alpine vegetation regressive succession, the bulk density and compactness of the sod layer became increased. SOC content, density, and storage decreased along the soil moisture gradient from swamp to degraded meadow. The higher the gravel content of swamp soil, the more easily it was degraded. Similarly, the higher the sand content of meadow soil, the more easily it was degraded. The carbon sequestration capacity of alpine shrub meadows was greater than that of alpine meadows; however, the productivity of shrub meadows was lower. To maintain sustainable development of grassland production and protect the carbon sequestration function of the alpine sod layer, it is necessary to prevent degradation of the sod layer and prevent succession from meadows to shrub meadows.

Key Words: alpine cold region; alpine meadow; surface soil layer; soil organic carbon; carbon density; carbon storage; alpine vegetation; Zoige Plateau

青藏高原是全球海拔最高的一个巨型构造地貌单元,具有独特的自然环境和自然分异规律^[1]。位于青藏高原东部的若尔盖高原,是黄河和长江上游重要的水源涵养地,分布有沼泽、草甸、灌丛草甸、灌丛等高寒地区典型的植被群落类型。高寒草毡层是高原寒区自然植被下形成的草毡状耐搬运性表土层,松软及坚韧程度因群落类型和发育程度而不同,是高寒植被繁殖更新的芽库,是高寒生态系统物质循环和能量流动的枢纽。草毡层是高寒区植被下广泛分布的特殊土壤表层部分,也就是根系交织盘结极为紧密层,又称草毡土。由于研究区域和研究侧重点的不同,不同研究者用不同的术语,如草毡表层、植毡层、草根层、草结皮层、寒毡土、寒冻毡土等^[2-5],都是不同的表述或其中一部分。草毡层韧性极大,铁铲也不易切割。草毡层有机物质按分解程度可分为3部分,即交织盘结的活根和未分解或分解程度极低,基本保持原有外形和韧性的草毡状有机土壤物质;丧失原有形态和韧性,处于不同分解阶段的半分解有机土壤物质;分解程度很高或由微生物合成的腐殖物质^[3];简单地可分为活根、死根和腐殖质三部分。草毡层碳储量包括地下生物量碳储量和土壤碳储量两部分。认识草毡层土壤有机碳(SOC)含量及其变异规律是认识草毡层生态功能的基础。

土壤是陆地表面碳的最大储存库,土壤碳库储存的有机碳在 1500-2000Pg C $(1Pg=10^{15}g)^{[6-7]}$,植被碳库生物量碳大约为 500Pg C,大气碳库大约在 785Pg C^[7];土壤碳库是植被碳库的 3-4 倍,大气碳库的 2-2.5 倍,是全球碳循环中最为重要的组成部分。 SOC 库的微小变化都会引起大气中 CO_2 浓度的极大变化^[7]。由于不合理的土地利用和化石碳的排放,大气 CO_2 每年增加 3Pg C,到 21 世纪末, CO_2 浓度将达到工业革命前的 2 倍以上^[7]。 SOC 是土壤碳库的主要组成部分,也是大气 CO_2 的主要源^[8],在陆地生态系统与大气交换的 CO_2 中,土壤有机质分解释放的 CO_2 大约占 2/3^[9]。表层土壤有机碳储量对于理解不同植被类型土壤碳动态和土壤固碳潜力至关重要^[10]。

土壤有机碳库的大小在不同生态区域变化很大,寒冷和湿润区域要大于温暖和干燥区域[11];其动态变化可对生态系统主要功能、组成和发展方向产生显著影响[12]。在全球变暖的背景下,储存在高寒区域的 SOC 较温暖区域的 SOC 更容易丢失[13]。在青藏高原高寒草地生态系统,土壤有机碳主要分布在土壤表层[14]。高寒草毡层这种特殊的表土层,其固碳能力反映着高寒生态系统的固碳能力,其易于剥蚀和退化给草地保护起到警示作用,其耐搬运性给工程施工的异地主动利用提供了可能。草毡层沿水分与海拔梯度的物理和化学属性,有机碳密度和碳储量的变化规律,土壤水分有效性与固碳能力的关系,保持草毡层稳定的土壤水分阈值等,这些问题的回答,可为正确处理高寒草地生产功能与碳储生态功能的关系,理解高寒植被生态过程对气候

chinaXiv:201802.00021v1

1042

变化的响应,减少不合理利用导致碳排放、增加土壤碳储量、延长土壤碳驻留时间等提供重要资料和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原东部若尔盖高原,地处四川、甘肃和青海三省结合部,行政区划上包括若尔盖、红原、阿坝、碌曲、玛曲和久治6县域,是大、小牲畜的主要牧场。林线是亚高山和高山区划分的主要依据[15-16],亚高山带是指山地带的上限到森林界线的部分,山地带分为浅山区(2100 \leq 海拔(H) < 2500m) 和中山区(2500 \leq H < 3300m)。若尔盖县日尔郎山紫果云杉($Picea\ purpurea$)分布最高海拔为 3674m,紫果云杉分布在海拔 2600—3800m [17],以 3800m 为界将若尔盖高原划分为亚高山区(3300 \leq H < 3800m) 和高山区(H \geq 3800m)。

若尔盖高原又称若尔盖大草原,为草甸草原,以中生、湿生和水生等多年生草本植物为主,主要由沼泽和草甸组成。沼泽以湿生植物和水生植物为主,湿草甸以湿中生植物和湿生植物为主,干草甸以旱中生植物和中生植物为主。草甸草原不同于分布在半干旱、半湿润气候区的典型草原和分布于干旱荒漠区的荒漠草原,荒漠草原以旱生植物和中旱生植物为主。若尔盖高原植被在水平地带根据地表积水水位和时间长短及植被状况划分为,沼泽、退化沼泽、沼泽化草甸、湿草甸、干草甸和退化草甸。在垂直地带根据海拔高度不同划分为,亚高山草甸、亚高山灌丛草甸、高山灌丛草甸、高山草甸。湿草甸优势种为莎草科植物,非禾草[18],也叫真草甸或莎草草甸;地势缓平低洼,有短期积水,排水不畅,也叫低洼草甸。干草甸优势种为禾本科植物,也叫草原化草甸或禾草草甸;地势倾斜高亢,无积水,也叫高亢草甸。通常人们将青藏高原湿草甸和干草甸区分为草甸和草原。

2013年,对若尔盖高原进行了全面考察,根据典型性和代表性,在33°51′—33°58′N,102°08′—102°53′E 的甘肃玛曲县河曲马场和四川若尔盖县花湖一带,同一海拔高度(3440±4)m 范围内,布设了水分梯度固定样地;在34°03′—34°04′N,102°10′—102°11′E 的玛曲县尕玛梁山区,海拔每升高100m 布设了海拔梯度固定样地。2015年8月末到9月初,植物生长后期,对水分和海拔梯度植物群落和草毡层厚度进行了调查(表1),对草毡层及以下土壤进行了采样。

植物名称由兰州大学和西北师范大学的植物分类专家现场确认,对不太确定的植物种类采集生殖器官、拍摄图片,查阅相关资料确定,对一些中文名易混淆的植物,查阅《中国植物志》全文电子版进行统一,如小嵩草(Kobresia pygmaea),叫高山嵩草。

1.2 草毡层基本属性测定

不同群落草毡层厚度不同,平均在(30±3)cm之间(表1),为便于比较,统一分为上(0—10cm)、中(10—20cm)、下(20—30cm)3层。海拔梯度植被草毡层下为岩石碎块,质地坚硬。水分梯度群落增加了30—40、40—60、60—80、80—100cm 土层的土壤采样。各层采集土壤样品1kg带回实验室,供室内测定分析物理和化学属性。

容重:采用环刀法测定。草毡层取样困难,在野外采用特制的环刀取样器取样,即在环刀外面加一个不锈钢制环刀外套,锋利口长出环刀口 1cm,这样压入草毡层,套在里面的环刀就容易取到原状样。将环刀样称鲜重后装入铝盒,放入烘箱中,在 105℃下烘干 8h 以上至恒重,称干重,计算单位容积的烘干重量,即为容重。重复 3—5 次。

→ 土壤颗粒组成:颗粒组成按粒径大小分为石砾(>2mm)、沙粒(0.05—2.0mm)、粉粒(0.002—0.05mm)和 粘粒(<0.002mm)。将分析样品过 2mm 筛,得出石砾含量。沙粒、粉粒和粘粒运用湿筛+吸管法测定。

全碳(C)、全养分和速效养分含量:全 C、氮(N)用 vario MACRO cube 元素分析仪(Elementar, Germany),全磷(P)用硫酸-高氯酸-钼锑抗比色法,全钾(K)采用氢氟酸-高氯酸消煮法测定。速效 N 采用碱解扩散法,速效 P 采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法,速效 K 采用乙酸铵浸提-火焰光度计法测定。

chinaXiv:201802.00021v1

表 1 不同植物群落总盖度及种类组成

	1	2	Table 1 To 曹新昌圓唐	tal coverage an 台書庫	Total coverage and species composition in different plant communities 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百 百	ant communities 植物种类组成 Plant species composition
类别 Category	群落类型 Community type	海拔 Elevation/m	Thickness of sod layer/cm	Total coverage/%	优势种 Dominant species	常见种 Common species
水分梯度 Moisture gradient		3440	30	80	木里苔草(Carex muliensis)、 四川嵜草(Kobresia setchwanensis)	华扁穗草(Blysmus sinocompressus)、双柱头藨草(Scirpus distigmaticus)、发草(Deschampsia caespitosa)、渚草(Koeleria cristata)、线叶龙胆(Gentiana farreri)、肋柱花(Lomatogonium carinthiacum)等
	退化沼泽	3440	125	85	华扁穗草(B. sinocompressus)、 四川嵩草(K. setchwanensis)	木里苔草(C. muliensis)、青藏苔草(Carex moorcroftii)、发草(D. caespitosa)、 双柱头藨草(S. distigmaticus)、香芸火绒草(Leontopodium haplophylloides)、 鹅绒委陵菜(Potentilla anserina)等
	沼泽化草甸	3440	35	06	华扁穗草(B. sinocompressus)、 四川嵩草(K. setchwanensis)	木里苔草(C. muliensis)、发草(D. caespitosa)、双柱头藨草(S. distigmaticus)、甘肃马先蒿(Pedicularis kansuensis)、线叶龙胆(G. farreri)、鹅绒委陵菜(P. anserina)等
	湿草甸	3440	33	95	四川嵩草(K. setchwanensis)、 垂穗披碱草(Elymus nutans)	青藏苔草(C. moorcroftii)、双柱头 藨草(S. distigmaticus)、垂穗鹎观草(Roegneria nutans)、渚草(K. cristata)、草地早熟禾(Poa pratensis)、鹅绒委陵菜(P. anserina)等
	于草甸	3440	31)06	垂穗披碱草(E. nutans)、 四川嵩草(K. setchwanensis)	垂穗鹎观草(R. nutans)、赖草(Leymus secalinus)、草地早熟禾(P. pratensis)、青藏苔草(C. moorcroftii)、甘肃马先蒿(P. kansuensis)、鹅绒委陵菜(P. anserina)等
	退化草甸	3440	30	65	垂穗披碱草 $(E.nutans)$ 、 垂穗鹅观草 $(R.nutans)$	赖草(L. secalinus)、草地早熟禾(P. pratensis)、四川嵩草(K. setchwanensis)、 鹅绒委陵菜(P. anserina)、甘肃马先营(P. kansuensis Maxim.)、大籽蒿 (Artemisia sieversiana)等
海拔梯度 Elevation gradient	亚高山草甸	3550	30	>95	垂穗披碱草(E. nutans)、 矮生嵩草(K. humilis)	垂穗鶇观草(R. nutans)、双叉细柄茅(Ptilagrostis dichotoma)、高山嵩草(K. pygnaaea)、珠芽蓼(Polygonum viviparum)、鹅绒委陵菜(P. anserina)、香芸火绒草(L. haplophylloides)等
	亚高山草甸	3650	29	>95	矮生嵩草(K. humilis)、 高山嵩草(K. pygmaea)	垂穗披碱草(E. mutans)、双柱头藨草(S. distigmaticus)、金露梅(Potentilla fruticosa)、线叶嵩草(Kobresia capillifolia)、青藏苔草(C. moorcroftii)、细柄茅(Ptilagrostis mongholica)等
	亚高山灌丛草甸	3750	30	>95	金觱梅(P. fruticosa)、 垂穗披碱草(E. nutans)	矮生蒿草(K. humilis)、珠芽蓼(P. viviparum)、双柱头藨草 (S. distignaticus)、垂穗鹎观草(R. nutans)、鬼箭锦鸡儿(Caragana jubata)、 长毛风毛菊(Saussarva hieracioides)等
	高山灌丛草甸	3850	28	>95	鬼箭锦鸡儿(C. jubata)、 异针茅(Stipa aliena)	垂穗披碱草(E. nutans)、金露梅(P. fruticosa)、矮生嵩草(K. humilis)、青藏苔草(C. moorcroftit)、珠芽蓼(P. viriparum)、双叉细柄荠(P. dichotoma)等
	高山灌丛草甸	3950	26	>95	鬼箭锦鸡儿(C. jubata)、 高山嵩草(K. pygmaea)	甘肃嵩草(Kobresia kansuensis)、青藏苔草(C. moorcroftii)、垂穗披碱草(E. nutans)、珠芽蓼(P. niniparum)、紫羊茅(Festuca rubra)、双叉细柄茅(P. dichotoma)等
	高山草甸	4050	25	>95	高山嵩草(K. pygmaea), 甘肃嵩草(K. kansuensis)	青藏苔草(C. moorcroftii)、乳白香青(Anaphalis lactea)、大花助柱花(Lomatogonium macranthum)、圆穗蓼(Polygonum macrophyllum)、线叶龙胆(G. farreri)、钝裂银莲花(Anemone obtusiloba)等

38 卷

有机 C 含量:采用重铬酸钾氧化-外加热法测定。在外加热条件下,用一定浓度的重铬酸钾-硫酸溶液氧化土壤样品有机碳,剩余的重铬酸钾量用硫酸亚铁溶液滴定,根据重铬酸钾的消耗量计算有机碳含量。全碳含量减去有机碳含量为无机碳含量。

1.3 草毡层土壤有机碳密度和储量计算

土壤有机碳密度通常是指单位面积单位深度土体中土壤有机碳质量,国际上通常是以 1m 深度来计算,单位为 kg C/m²;土壤有机碳储量是指区域范围内 1m 深度的土壤有机碳总质量^[7]。草毡层计算深度为 30cm。

土壤有机碳密度计算公式为[19-21]:

$$D_{\text{soc}} = \sum_{i=1}^{n} C_i \times D_i \times T_i \times (1 - G_i)/100$$

式中, D_{soc} 为土壤有机碳密度(kg C/m²), C_i 为第 i 层土壤有机碳含量(g/kg), D_i 为第 i 层土壤容重(g/cm³), C_i 为第 i 层土层厚度(cm), C_i 为第 i 层土壤中直径>2mm 的石砾含量(g/g)。n 为土层数目,i 为第 i 土层。

$$R_{\text{soc}} = D_{\text{soc}} \times S$$

式中, R_{soc} 为土壤有机碳储量,S为面积。

土壤有机碳储量计算公式为:

1.4 统计分析

对测定数据采用 Excel 统计分析,各指标差异显著性利用 SPSS 16.0 软件,进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),不同群落之间的差异显著性采用邓肯多重比较检验(Duncan's multiple range test),作图用Origin 8.6 软件。

2 结果与分析

2.1 草毡层基本理化性质变化

2.1.1 草毡层物理性质

水分梯度不同群落草毡层容重差异极显著(P<0.01),沼泽湿地最低,只有 $0.26g/cm^3$;退化草甸最高,达到 $1.17g/cm^3$ (图 1)。海拔梯度群落之间草毡层容重变化不大,差异不显著(图 1),平均为 $0.94g/cm^3$,与干草甸相近,低于退化草甸。

含水量在水分梯度不同群落草毡层之间差异极显著,沼泽和草甸之间存在极显著差异(P<0.01);草甸之间比较,沼泽化草甸与干草甸和退化草甸之间存在显著差异(P<0.05)(图 2),干草甸和退化草甸质量含水量分别为 32.7%和 25.9%。海拔梯度不同群落之间含水量比较,高山区高于亚高山区,含水量平均分别为56.5%和 48.4%;但总体比较差异不显著(图 2),平均为 52.5%。

土壤机械组成分析表明,水分梯度各群落草毡层粘粒含量>10%,粉粒含量>15%,沙粒含量>35%(图 3); 地势低洼的沼泽、退化沼泽和沼泽化草甸石砾含量高,在10%以上。从图 3 可以看出,随着海拔升高,粘粒含量有降低的趋势,亚高山平均为18.7%,高山平均为16.2%;粉粒含量有增加的趋势,亚高山平均为42.6%,高山平均为49.6%。亚高山和高山沙粒含量平均为36.5%。

2.1.2 草毡层化学性质

pH 值在水分梯度不同群落草毡层之间存在极显著差异(P<0.01);沼泽湿地最高,为 8.2,与不同草甸之间存在极显著差异(P<0.01);沼泽化草甸、湿草甸、干草甸和退化草甸平均为 7.5。pH 值在海拔梯度不同群落草毡层之间不存在显著差异,平均值为 7.5,变幅很小,与水分梯度不同草甸平均值一致。

总含盐量在水分梯度不同群落草毡层之间存在极显著差异(P<0.01),沼泽最高,为3.1g/kg,与不同草甸之间存在极显著差异;干草甸最低,为0.5g/kg,退化草甸开始有所升高;沼泽化草甸为1.9g/kg,介于沼泽和其他草甸之间。总含盐量在海拔梯度不同群落草毡层之间不存在显著差异,各群落草毡层总含盐量<1g/kg。

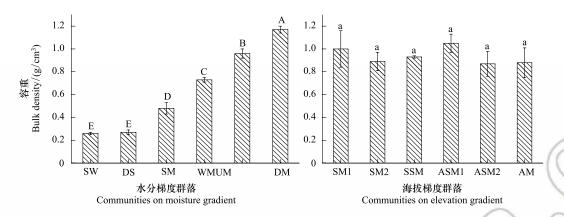


图 1 水分和海拔梯度群落草毡层容重变化

Fig.1 Bulk density change of sod layer in communities along the moisture and elevation gradients

SW:沼泽,Swamp; DS:退化沼泽,Degraded swamp; SM:沼泽化草甸,Swampy meadow; WM:湿草甸,Wet meadow; UM:高亢草甸,Upland meadow,也叫干草甸,Dry meadow; DM:退化草甸,Degraded meadow; SM1:海拔 3550m 亚高山草甸,Subalpine meadow at elevation of 3550m; SM2:海拔 3650m 亚高山草甸,Subalpine meadow at elevation of 3650m; SSM:海拔 3750m 亚高山灌丛草甸,Subalpine shrub meadow at elevation of 3750m; ASM1:海拔 3850m 高山灌丛草甸,Alpine shrub meadow at elevation of 3850m; ASM2:海拔 3950m 高山灌丛草甸,Alpine shrub meadow at elevation of 3950m; AM:海拔 4050m 高山草甸,Alpine meadow at elevation of 4050m; 图中相同的小写字母表示不同群落之间差异不显著,不同的大写字母表示不同群落之间差异极显著 (P<0.01)

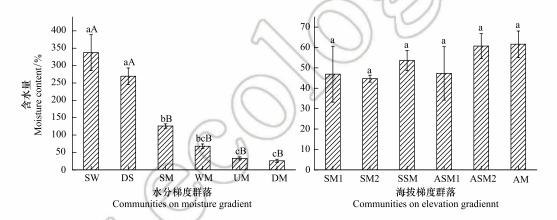


图 2 水分和海拔梯度群落生长后期草毡层含水量变化

Fig.2 Moisture content change of sod layer in the late growth stage in communities along the moisture and elevation gradients 图中不同的小写字母表示不同群落之间差异显著(*P*<0.05),不同的大写字母表示不同群落之间差异极显著(*P*<0.01)

土壤养分含量的变化直接反映土壤质量和土地生产力的变化。水分梯度群落草毡层土壤全养分分析表明(图 4),全 N 含量存在极显著差异,沼泽、退化沼泽和沼泽化草甸显著大于湿草甸、干草甸和退化草甸(P<0.01),前者平均为 21.2g/kg,后者平均为 5.5g/kg;草甸全 N 含量的变化趋势很明显,随着土壤水分有效性的降低和草甸退化,全 N 含量明显降低。全 P 含量不同群落之间亦存在极显著差异,沼泽、退化沼泽和沼泽化草甸显著大于湿草甸、干草甸和退化草甸,前者平均为 2.7g/kg,后者平均为 1.7g/kg。全 K 含量不同群落之间同样差异极显著,草甸极显著高于沼泽,湿草甸、干草甸和退化草甸平均为 18.0g/kg,沼泽和退化沼泽平均只有 6.3g/kg。

海拔梯度不同群落草毡层土壤全 N 含量差异不显著(图 4),平均为 6.0g/kg,高于干草甸和退化草甸。全 P、K 含量存在显著差异(P<0.05),全 P 平均为 2.0g/kg,低于沼泽湿地,高于退化草甸;全 K 总体为亚高山低于高山,平均值分别为 20.7g/kg 和 22.6g/kg。

速效养分分析表明,水分梯度不同群落草毡层土壤速效 N 存在极显著差异,沼泽、退化沼泽和沼泽化草甸极显著高于湿草甸、干草甸和退化草甸(P<0.01,图4)。速效 P 含量沼泽和退化沼泽与湿草甸、干草甸和退

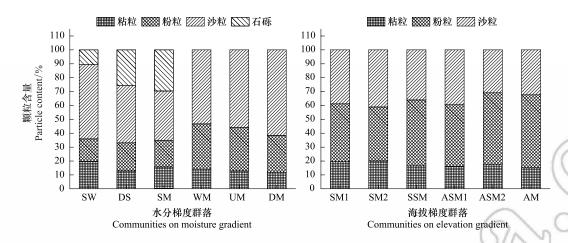


图 3 水分和海拔梯度群落草毡层土壤颗粒组成变化

Fig.3 Soil particle composition of sod layer in communities along the moisture and elevation gradients

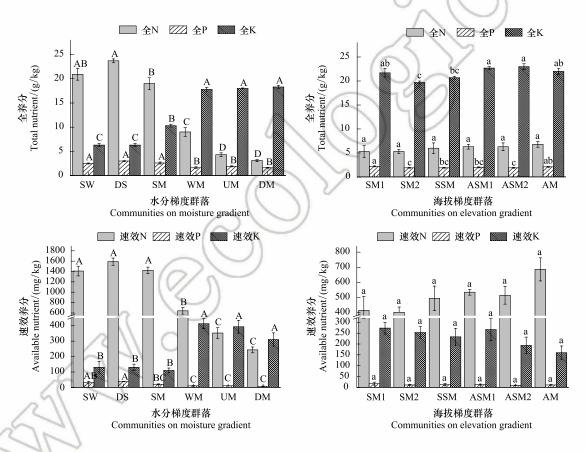


图 4 水分和垂直梯度群落草毡层土壤养分含量变化

Fig.4 Soil nutrient content of sod layer in communities along the moisture and elevation gradients

图中同一指标不同的小写字母表示不同群落之间差异显著(P<0.05),不同的大写字母表示不同群落之间差异极显著(P<0.01)

化草甸之间存在极显著差异,沼泽和退化沼泽平均为 34.2mg/kg,湿草甸、干草甸和退化草甸平均为 9.0mg/kg。速效 K 含量沼泽、退化沼泽和沼泽化草甸极显著低于湿草甸、干草甸和退化草甸,前者平均为 123.3mg/kg,后者平均为 372.2mg/kg。

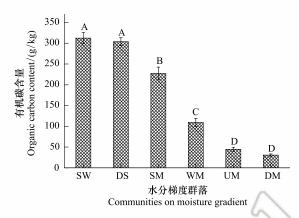
海拔梯度不同群落草毡层土壤速效 $N_{\rm c}$ $N_{\rm c}$

2.2 草毡层有机碳含量变化

2.2.1 草毡层土壤有机碳含量

草毡层土壤无机碳含量在水分梯度各群落之间无显著差异,沼泽、退化沼泽、沼泽化草甸、湿草甸、干草甸和退化草甸草毡层分别为 15.2、6.7、6.8、10.2、4.1、4.5g/kg,沼泽最高,平均为 7.9g/kg。同样,在海拔梯度上各群落亦无显著差异,亚高山草甸、亚高山灌丛草甸、高山灌丛草甸和高山草甸分别为 4.4、4.9、5.4、3.7g/kg,平均为 4.6g/kg。总体可见,土壤无机碳含量低洼地要大于高亢地,沼泽湿地最高。

土壤有机碳(SOC)含量在水分梯度不同群落草毡层之间存在极显著差异(P<0.01),沼泽显著高于草甸,沼泽 SOC 含量在 300g/kg 以上,退化草甸只有 30g/kg(图 5)。海拔梯度不同群落 SOC 之间不存在显著差异(图 5),平均为 67.5g/kg,高于干草甸和退化草甸。



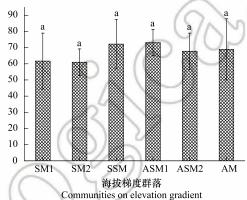


图 5 水分和海拔梯度群落草毡层土壤有机碳含量变化

Fig.5 Soil organic carbon content of sod layer in communities along the moisture and elevation gradients 图中相同的小写字母表示不同群落之间差异不显著,不同的大写字母表示不同群落之间差异极显著(P<0.01)

分析表明,在水分梯度上,沼泽、退化沼泽、沼泽化草甸、湿草甸、干草甸和退化草甸草毡层无机碳含量占有机碳含量的比例分别为 4.9%、2.2%、3.0%、9.3%、9.2%和 14.7%,平均为 7.2%;在海拔梯度上亚高山草甸、亚高山灌丛草甸、高山灌丛草甸和高山草甸其比例分别为 7.1%、6.8%、7.7%和 5.4%,平均为 6.8%。无疑,提高 SOC 含量是增强草毡层固碳能力的根本。

2.2.2 水分梯度群落 1m 深度土壤有机碳含量

在水分梯度上,不同群落 SOC 含量在 1m 深土层中差别很大(图 6),总体上看,从沼泽→退化沼泽→沼泽 化草甸→湿草甸→干草甸→退化草甸的水分递减梯度中,有机碳含量亦呈递减趋势;不同群落随着土壤深度的增加,有机碳含量呈明显下降趋势,0.3—1m 土层 SOC 含量平均分别为 267.7、260.5、182.0、59.6、13.2、9.1 g/kg,分别为草毡层的 86%、86%、80%、55%、30% 和 30%。可见,高寒地区土壤有机碳主要聚集在草毡层,随着土壤水分减少,这种趋势越明显。

2.3 草毡层土壤碳密度和碳储量变化

2.3.1 草毡层土壤碳密度和碳储量

草毡层 SOC 密度和储量变化见图 7,水分梯度上沼泽和退化沼泽草毡层 SOC 密度和储量平均分别为20.1 kg C/m²和 201t C/hm²,沼泽化草甸和湿草甸二者平均

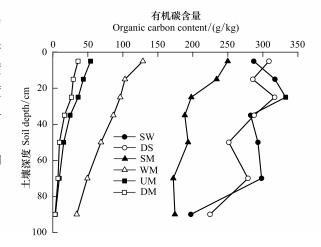


图 6 水分梯度群落 1m 深度土壤有机碳含量变化 Fig.6 Soil organic carbon content in the 1m depth soil layer in communities along the moisture gradient

分别为 23.5kg C/m^2 和 235t C/hm^2 ,退化草甸最低(图 7),分别为 10.7kg C/m^2 和 107t C/hm^2 ,退化草甸只有湿草甸的 45%。海拔梯度不同群落中,SOC 密度和储量草甸草毡层平均分别为 17.7kg C/m^2 和 177t C/hm^2 ,灌丛草甸平均分别为 20.3kg C/m^2 和 203t C/hm^2 ,灌丛草甸高出草甸 15%。

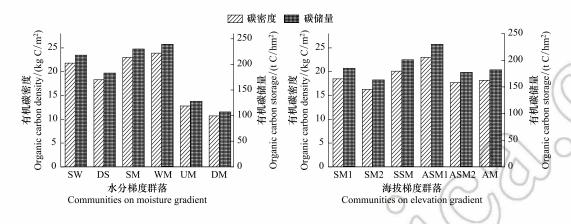


图 7 水分和海拔梯度群落草毡层土壤有机碳密度和碳储量

Fig.7 Soil organic carbon density and storage of sod layer in communities along the moisture and elevation gradients

2.3.2 水分梯度群落 1m 深度土壤碳密度和碳储量

从图 8 可以看出,沼泽、退化沼泽、沼泽化草甸和湿草甸 1m 深度 SOC 密度和储量在 55kg C/m²和 550t C/hm²以上,平均分别为 60.4kg C/m²和 604t C/hm²。干草甸和退化草甸明显低,SOC 密度和储量平均分别为21.5kg C/m²和 215t C/hm²,退化草甸为湿草甸的 32%。从沼泽→退化沼泽→沼泽化草甸→湿草甸→干草甸→退化草甸的水分递减梯度中,0.3—1m 土层 SOC 储量分别为 354、387、471、347、115、81t C/hm²,分别为草毡层的163%、212%、206%、146%、90%和 76%。比较图 2 看出,过多过少的土壤水分,都不利于 SOC 储存,土壤水分有效性制约着土壤的有机碳储量。

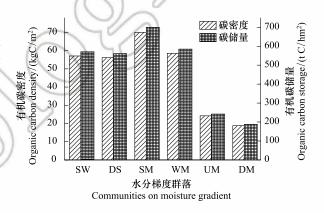


图 8 水分梯度群落 1m 深度土壤有机碳密度和碳储量 Fig.8 Soil organic carbon density and storage in the 1m depth soil layer in community along the moisture gradient

3 讨论与结论

高寒地区常年气温低,湿度大,冻结期长;植物生长期短,生长缓慢,土壤微生物活性低,死亡后的根系难以分解,以有机残体或粗有机质积累于土壤表层,形成松软而坚韧的草毡层,交织盘结耐搬运,也容易与下层土壤分离,是高寒生态系统重要的生态水文功能层,类似于农业上的"耕作层"。

在青藏高原的许多地区,草毡层之下就为基岩层,砾石含量高,质地坚硬^[2];我们调查的海拔梯度群落草毡层下是风化程度低弱的母质层或基岩。关于表土层的划分不同地区不同研究者不同,有的为表层40cm^[22],有的为20cm^[23];有的采用土壤剖面 A 层^[16,19,24],A 层不同土壤不同地区厚度不同;大部分研究者采用30cm^[20-21,25-27](表2)。我们的调查结果得出,水分梯度群落土壤深厚,草毡层厚度≥30cm;海拔梯度群落土壤浅薄,草毡层厚度≤30cm(表1),高寒区草毡层平均厚度30cm,与大部分研究者的表土层一致。

土壤容重可以表明土壤的松紧程度及孔隙状况^[28],反映土壤的透水性、通气性和植物根系的阻力状况。 青藏高原东部若尔盖高原草毡层土壤容重在 0.3—1.2g/cm³之间(图 1,表 2),随着土壤含水量的降低(图 2) 和草甸退化而提高,但明显低于土壤容重平均值 1.4g/cm³^[29]。青海省海北退化草甸 0—40cm 表土层的容重 达到 1.46g/cm³^[22](表 2),土壤容重随着土层加深而增大。得出,高寒草毡层的容重小于 1.4g/cm³。

土壤通过它的水分有效性、元素循环和土壤温度影响植被^[30]。在植物生长季(5—9月份),海北草毡寒冻雏形土土壤的平均含水量为 36.0%^[25],我们测定的干草甸和退化草甸草毡层的含水量分别为 32.7%和 25.9%(图 2),高山草甸和灌丛草甸的含水量为 52.5%(图 2),只有退化草甸草毡层质量含水量低于 30%,不同时期水分测定结果也证实了这一点。SOC 密度随着土壤湿度的增加而增加,当土壤含水量在 30%以上时达到稳定状态^[20]。高寒草甸的退化,不仅造成草毡层碳储量显著下降,而且将造成植被生长与恢复困难。高寒区草毡层质量含水量应保持在 30%以上,低于此值可能导致草地退化。

在青藏高原海拔 4650m 以上,pH 值在 6.4 以下;海拔 4400—4500m 范围内 pH 值平均为 7.0^[26]。得出,在海拔 3440—4050m 的范围内 pH 值平均为 7.5,在同一海拔高度不同水分条件下,长期积水的沼泽湿地明显升高,可达 8.2。草毡层 pH 值在沼泽和积水低洼地高于草甸和高亢地;在较小的海拔跨度上变化不明显,在较大的海拔跨度上,随着海拔升高,pH 值降低。

在所有植被类型中,草甸的无机碳含量最小^[31]。海北高寒矮生嵩草草甸的草毡寒冻雏形土表层(0—10cm)的土壤无机碳含量为 5.0g/kg^[25]。若尔盖高原草毡层土壤无机碳含量平地为 7.9g/kg,山地为 4.6g/kg, 无机碳含量为 SOC 含量的 7%。分析判断影响该地区土壤无机碳含量的主要因素是风,其次是水,该地区草毡层无机碳主要是风尘沉积物。

土壤机械组成是保持土壤质量的一个自然属性,合适比例的土壤机械组成有利于植物根系活动以及从土壤中吸收水分和养分。本研究得出,石砾含量越高的沼泽,越容易退化;沙粒含量越高的草甸,越容易退化。土壤粘粒能够通过粘粒胶体的吸附对 SOC 起到保护作用^[32],SOC 含量随着土壤湿度、粘粒和粉粒含量的提高而显著提高^[14]。土壤养分主要吸附在细颗粒物质上,在不同土壤组分中,粘粒中 SOC 和总 N 含量最高,其次是粉粒,沙粒随着粒径的增大含量降到最少^[33]。海北高寒矮生嵩草草甸的草毡寒冻雏形土表层(0—30cm)的 SOC 含量为 44.1g/kg(表 2),全 N 含量为 3.8g/kg,全 P 含量为 0.9g/kg^[25];SOC 含量高于本研究的退化草甸草毡层(0—30cm),与干草甸草毡层一致(表 2);全 N 高于本研究的退化草甸草毡层全 N 含量 3.1g/kg,低于干草甸的全 N 含量 4.3g/kg(图 4);全 P 含量低于本研究的退化草甸全 P 含量 1.6g/kg。海北退化高寒草甸 0—40cm 表土层的 SOC 为 19.1g/kg,原生高寒草甸在 30g/kg 以上^[22],阿尔卑斯山草地土壤剖面 A 层的 SOC 在 25g/kg 以上,落基山脉草地 A 层的 SOC 在 20g/kg 以上^[16](表 2),本研究的退化草甸草毡层 SOC 为 30.6g/kg,综合看出,高寒草毡层 SOC 含量低于 30g/kg 可能是草地退化的一个标志。

表 2 高寒区草毡层与不同术语表土层土壤有机碳含量和密度的比较

Table 2 Comparison of soil organic carbon content and density of sod layer and surface soil layer with different terms in alpine regions

术语 Term	位置和类型 Location and type	深度 Depth/cm	容重 Bulk density/ (g/cm³)	有机碳含量 Organic carbon content/(g/kg)	有机碳密度 Organic carbon density/ (kg C/m²)	参考文献 References
有机质层 Organic layer	中国	A层			0.16—34.37	[19]
土层 Soil layer	中国北部草地	0—30			5.33	[20]
土层 Soil layer	青藏高原	0—30			5.37	[20]
有机质层 Organic layer	青藏高原	A层			0.13—16.98	[24]
草毡表层 Mattic epipedon layer	青藏高原东北部	0—14			4.99	[34]
土层 Soil layer	青藏高原高山海拔 4950 m	0—30	0.50 ± 0.01		13.7±1.9	[26]
土层 Soil layer	青藏高原高山海拔 5300 m	0—30	1.30±0.03		1.0±0.2	[26]

术语 Term	位置和类型 Location and type	深度 Depth/cm	容重 Bulk density/ (g/cm³)	有机碳含量 Organic carbon content/(g/kg)	有机碳密度 Organic carbon density/ (kg C/m²)	参考文献 References
土层 Soil layer	奥地利阿尔卑斯山 灌木地	A层		245		[16]
土层 Soil layer	瑞士阿尔卑斯山莎 草草地	A层		25-70		[16]
土层 Soil layer	瑞士阿尔卑斯山	0—30			8.1—8.6	[21]
土层 Soil layer	落基山脉草地	A层		20-75		[16]
土层 Soil layer	青海省高寒草甸	0—30	1.05		13.6	[27]
草毡表层 Mattic epipedon layer	海北高寒矮生嵩草 草甸	0—30	1.08±0.10	44.1±14.4	12.9	[25]
土层 Soil layer	海北原生高寒草甸	0—40	1.20±0.09	34.2	15.8±0.4	[22]
土层 Soil layer	海北退化高寒草甸	0—40	1.46±0.06	19.1	11.2±0.3	[22]
土壤表层 Soil surface layer	四川阿坝州高寒草甸	0—20		(0)	9.3—11.8	[23]
草毡层 Sod layer	若 尔 盖 高 原 沼 泽 湿地	0—30	0.26±0.01	312.3±13.4	21.8	本文
草毡层 Sod layer	若尔盖高原湿草甸	0—30	0.73±0.02	109.3±9.8	23.9	本文
草毡层 Sod layer	若尔盖高原干草甸	0—30	0.96±0.04	44.5±5.1	12.8	本文
草毡层 Sod layer	若 尔 盖 高 原 退 化 草甸	0—30	1.17±0.03	30.6±2.8	10.7	本文
草毡层 Sod layer	若 尔 盖 高 原 高 山 草甸	0—30	0.92±0.07	63.8±7.9	17.7±0.7	本文
草毡层 Sod layer	若尔盖高原高山灌 丛草甸	0-30	0.95±0.05	71.0±6.0	20.3±1.5	本文

A 层, A layer, 是土壤剖面表土层, 各地区不同土壤类型不同, 大致在 0—25cm 之内

SOC 是全球气候变化的敏感指标^[35]。植物根系是 SOC 输入的主要来源,SOC 来自植物分泌物及残体的归还,其储量主要受植被光能利用率、群落分布、水位变化,以及气候、土壤、人类活动等因素的影响^[36]。气候变暖导致山区 SOC 损失,但是海拔升高可以削弱气候变化的影响^[37]。高寒草甸 0—30cm 土层的 SOC 含量在长期增温下无显著变化^[38]。研究结果表明,不同海拔高度群落草毡层 SOC 含量差异不显著(图 5)。温度升高会使 SOC 输入增加,但同时会使 SOC 损失加快,二者相互抵消。

草地灌丛化会改变土壤碳库^[39]。位于奥地利蒂罗尔的阿尔卑斯山小灌木地 A 层 SOC 含量达到 245g/kg,明显高于阿尔卑斯山草地和落基山脉草地(表 2)^[16]。本研究的高山(包括亚高山和高山)灌丛草甸草毡层 SOC 含量为 71g/kg,高于高山草甸草毡层。高山灌丛草甸草毡层 SOC 密度和储量比草甸高出 15%。

在青藏高原海拔 4400—5300m 的高山-雪线梯度,海拔 4950m 处,植被盖度 85%的群落表土层 30cm 范围内,SOC 密度为 13.7kg C/m²,海拔 5300m 雪带植被盖度为 0 时,SOC 密度很小(表 2) [26]。本研究的植被盖度除了退化草甸外,都在 80%以上(表 1),在海拔 3440—4050m 的亚高山-高山梯度,干草甸和退化草甸的草毡层 SOC 密度较低,其他群落类型都较高,最高的湿草甸达到 24kg C/m²(图 7)。干草甸草毡层 SOC 密度与海北高寒矮生嵩草草甸草毡寒冻雏形土表层一致 [25](表 2)。比较看出(表 2),青藏高原高寒草毡层(0—30cm 表土层) SOC 密度,区域结果高于位于瑞士伯尔尼的阿尔卑斯山,青藏高原东北部和全高原平均值与我国北部草地接近 [20,34],都在我国土壤有机质层(A层)的范围 [19]。植被盖度是生态系统功能和土壤退化的重

要表征,我国青藏高原东部高寒区不同群落草毡层 SOC 密度在 10—24kg C/m²之间,SOC 储量随着草甸退化和土壤水分有效性的降低而降低。

参考文献 (References):

- [1] Zheng D. The system of physico-geographical regions of the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau. Science in China (Series D): Earth Sciences, 1996, 39(4): 410-417.
- [2] 曹广民,龙瑞军,张法伟,李以康,林丽,郭小伟,韩道瑞,李婧.青藏高原高寒矮嵩草草甸碳增汇潜力估测方法.生态学报,2010,30 (23):6591-6597.
- [3] 中国土壤系统分类研究丛书编委会. 中国土壤系统分类新论. 北京: 科学出版社, 1994: 302-309, 360-376.
- [4] 周兴民. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社, 2001: 1-5.
- [5] 赵新全. 高寒草甸生态系统与全球变化. 北京: 科学出版社, 2009: 1-40.
- [6] Schlesinger W. H. Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils. Nature, 1990, 348(6298): 232-234.
- [7] Janzen H H. Carbon cycling in earth systems-a soil science perspective. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2004, 104(3): 399-417.
- [8] Van Groenigen K J, Qi X, Osenberg C W, Luo Y Q, Hungate B A. Faster decomposition under increased atmospheric CO₂ limits soil carbon storage. Science, 2014, 344(6183): 508-509.
- [9] Post W M, Emanuel W R, Zinke P J, Stangenberger A G. Soil carbon pools and world life zones. Nature, 1982, 298(5870): 156-159.
- [10] Song G H, Li L Q, Pan G X, Zhang Q. Topsoil organic carbon storage of China and its loss by cultivation. Biogeochemistry, 2005, 74(1): 47-62.
- [11] Lal R. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. Geoderma, 2004, 123(1/2): 1-22.
- [12] 王蓓,孙庚,罗鹏,王萌,吴宁. 模拟升温和放牧对高寒草甸土壤有机碳氮组分和微生物生物量的影响. 生态学报, 2011, 31(6): 1506-1514.
- [13] Kirschbaum M U F. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? Biogeochemistry, 2000, 48(1): 21-51.
- [14] Yang Y H, Fang J Y, Tang Y H, Ji C J, Zheng C Y, He J S, Zhu B. Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the Tibetan grasslands. Global Change Biology, 2008, 14(7): 1592-1599.
- [15] 王襄平, 张玲, 方精云. 中国高山林线的分布高度与气候的关系. 地理学报, 2004, 59(6): 871-879.
- [16] Körner C. Alpine plant life; functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin; Springer, 2003; 9-11, 70-74.
- [17] 中国科学院《中国植物志》编委会. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1978: 156-158.
- [18] 曲仲湘, 吴玉树, 王焕校, 姜汉侨, 唐廷贵, 植物生态学. 第二版. 北京; 高等教育出版社, 1990; 226-227.
- [19] Wu H B, Guo Z T, Peng C H. Distribution and storage of soil organic carbon in China. Global Biogeochemical Cycles, 2003, 17(2): 1048-1058.
- [20] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, Smith P, Mohammat A, Wang S P, Wang W. Soil carbon stock and its changes in northern China's grasslands from 1980s to 2000s. Global Change Biology, 2010, 16(11): 3036-3047.
- [21] Hoffmann U, Hoffmann T, Jurasinski G, Glatzel S, Kuhn N J. Assessing the spatial variability of soil organic carbon stocks in an alpine setting (Grindelwald, Swiss Alps). Geoderma, 2014, 232-234: 270-283.
- [22] 韩道瑞,曹广民,郭小伟,张法伟,李以康,林丽,李婧,唐艳鸿,古松.青藏高原高寒草甸生态系统碳增汇潜力.生态学报,2011,31 (24):7408-7417.
- [23] 杨树晶,李涛,干友民,王永,纪磊,宋中齐,刘焘.阿坝高寒草甸土壤有机碳储量对不同利用方式与程度的响应.中国草地学报,2014,36(6):12-17.
- [24] 田玉强, 欧阳华, 徐兴良, 宋明华, 周才平. 青藏高原土壤有机碳储量与密度分布. 土壤学报, 2008, 45(5): 933-942.
- [25] 张金霞,曹广民,周党卫,胡启武,赵新全.高寒矮嵩草草甸大气-土壤-植被-动物系统碳素储量及碳素循环.生态学报,2003,23(4):627-634.
- [26] Ohtsuka T, Hirota M, Zhang X Z, Shimono A, Senga Y, Du M G, Yonemura S, Kawashima S, Tang Y H. Soil organic carbon pools in alpine to nival zones along an altitudinal gradient (4400-5300 m) on the Tibetan Plateau. Polar Science, 2008, 2(4): 277-285.
- [27] 刘淑丽,林丽,张法伟,杜岩功,李以康,郭小伟,欧阳经政,曹广民.放牧季节及退化程度对高寒草甸土壤有机碳的影响.草业科学, 2016,33(1):11-18.
- [28] Vepraskas M J. Plant response mechanisms to soil compaction//Wilkinson R E, ed. Plant environment interaction. New York: Marcel Dekker Inc., 1994: 263-287.
- [29] 潘根兴. 中国土壤有机碳和无机碳库量研究. 科技通报, 1999, 15(5): 330-332.
- [30] Cheddadi R, Guiot J, Jolly D. The Mediterranean vegetation; what if the atmospheric CO₂ increased? Landscape Ecology, 2001, 16(7): 667-675.

1052 生态学报 38卷

- [31] Mi N, Wang S Q, Liu J Y, Yu G R, Zhang W J, Jobbúgy E. Soil inorganic carbon storage pattern in China. Global Change Biology, 2008, 14 (10): 2380-2387.
- [32] 田佳倩,周志勇,包彬,孙建新.农牧交错区草地利用方式导致的土壤颗粒组分变化及其对土壤碳氮含量的影响.植物生态学报,2008,32(3):601-610.
- [33] He N P, Wu L, Wang Y S, Han X G. Changes in carbon and nitrogen in soil particle-size fractions along a grassland restoration chronosequence in northern China. Geoderma, 2009, 150(3/4); 302-308.
- [34] Yang R M, Zhang G L, Yang F, Zhi J J, Yang F, Liu F, Zhao Y G, Li D C. Precise estimation of soil organic carbon stocks in the northeast Tibetan Plateau. Scientific Reports, 2016, 6: 21842, doi: 10.1038/srep21842.
- [35] Xiao H L. Climate change in relation to soil organic matter. Soil and Environmental Sciences, 1999, 8(4): 300-304.
- [36] Davidson E A, Trumbore S E, Amundson R. Biogeochemistry; soil warming and organic carbon content. Nature, 2000, 408 (6814): 789-790.
- [37] Prietzel J, Zimmermann L, Schubert A, Christophel D. Organic matter losses in German Alps forest soils since the 1970s most likely caused by warming. Nature Geoscience, 2016, 9(7): 543-548.
- [38] 余欣超,姚步青,周华坤,金艳霞,杨月娟,王文颖,董世魁,赵新全.青藏高原两种高寒草甸地下生物量及其碳分配对长期增温的响应差异.科学通报,2015,60(4):379-388.
- [39] Brantley S T, Young D R. Shrub expansion stimulates soil C and N storage along a coastal soil chronosequence. Global Change Biology, 2010, 16 (7): 2052-2061.